Über einige Beobachtungen an Mimosa pudica

Vor

Hans Molisch

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der k. k. Universität in Wien. Nr. 81 der zweiten Folge

(Mit 1 Tafel)

(Vorgelegt in der Sitzung am 14. Oktober 1915)

Es gibt wenige Pflanzen, die seit langem die Aufmerksamkeit der Physiologen in so hohem Grade erregt haben wie Mimosa pudica wegen ihrer auffallenden Blattbewegungen. Trotzdem sind wir aber, obwohl mehrere der bedeutendsten Physiologen ihren Scharfsinn darauf verwendet haben und obwohl zahlreiche, sehr wichtige Tatsachen bekannt geworden sind, noch recht entfernt von einer nach jeder Richtung befriedigenden Lösung über die Vorgänge, die sich im Inneren der reizbaren Zellen und bei der Reizfortpflanzung abspielen und sie vermitteln. Eine intensivere Beschäftigung mit den Reizbewegungen der Mimosa und anderen Pflanzen im verflossenen Sommer bestärkte mich nur noch mehr in dieser Ansicht.

Gelegentlich verschiedener Versuche habe ich einiges beobachtet, was der Mitteilung wert erscheint und daher im folgenden erörtert werden soll.

I. Über die Farbenänderung der Blattgelenke bei Mimosa-Arten infolge der Reizung.

Bekanntlich wurde bereits von Lindsay (1827) bei der Reizung der *Mimosa pudica* das Auftreten einer dunkleren Färbung im Hauptgelenke des Blattes bemerkt und diese Tatsache wird ja bis auf den heutigen Tag als eine wichtige Stütze dafür verwertet, daß bei der Reizung aus den Zellen des Gelenkparenchyms Wasser austritt, die Interzellularen injiziert und eben hiedurch die Farbenwandlung hervorruft.

Dagegen erwähnt Schwendener: Mir ist es nie geglückt, diesen Farbenwechsel zu beobachten. Von einer Injektion der besprochenen "kleinen Interzellularen" kann hierbei um so weniger die Rede sein, als dieselben der Regel nach ja immer "injiziert" erscheinen. Und was die größeren, in der Umgebung des Collenchymringes vorkommenden Zwischenzellräume betrifft, so ist eine Ausscheidung von Saft in dieselben zwar möglich, aber bis dahin nicht nachgewiesen.«

Dagegen bemerkt Pfeffer: ² »Daß diese von Lindsay (1827) beobachtete Farbenänderung nicht bei allen Individuen deutlich eintritt, beruht vielleicht darauf, daß die Luft aus den Interzellularräumen zwar stets nur partiell, unter Umständen aber vielleicht kaum verdrängt wird. Es ist also wohl möglich, daß Schwendener mit Pflanzen arbeitete, die keine Farbenänderung erkennen ließen. Neuerdings wurde die Farbenänderung von Macfarlane (Biological lectures, 1894, p. 205) an verschiedenen Arten von Mimosa, besonders bei Mimosa sensitiva, beobachtet.«

Macfarlane's Werk war mir leider nicht zugänglich. Ich muß aber gestehen, daß ich selbst jahrelang im Zweifel über die erwähnte Farbenänderung im Hauptgelenke blieb; im heurigen Jahre aber gelang es mir, mich davon zu überzeugen, daß man tatsächlich den Farbenwechsel, und zwar ganz besonders schön an den tertiären Gelenken der Mimosa pudica, d. h. also an den Fiederblättchen beobachten kann. Diese Gelenke haben bei Glashauspflanzen eine gelblichgrüne Farbe und heben sich dadurch von der grünen Farbe der Blättchenspreite scharf ab. Bei Freilandpflanzen oder stark

¹ Schwendener G., Die Gelenkpolster von Mimosa pudica. Sitzungsber, der Königl, preuß. Akad. der Wissensch. zu Berlin (1897), p. 230.

² Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. II. Aufl., 2. Bd., p. 452.

beleuchteten Fensterpflanzen nehmen die Gelenke eine rote Farbe an. Hier besitzen die tertiären Gelenke zahlreiche Spaltöffnungen, deren Nebenzellen ebenso wie die gewöhnlichen Epidermiszellen reichlich Anthokyan führen. Bei den Glashauspflanzen ist der Anthokyangehalt viel geringer, weshalb das Gelenk makroskopisch von der Anthokyanfarbe nichts oder fast nichts erkennen läßt. Will man die Farbenwandlung des tertiären Gelenkes beobachten, so stelle man sich im Warmhaus vor eine am besten in direktem Sonnenlicht befindliche Pflanze, weil man dann die Gelenke in guter Beleuchtung sieht. Packt man nun mit Zeigefinger und Daumen jeder Hand je zwei bis vier horizontal ausgebreitete Fiederblättchen und hält sie in dieser Stellung fest, so sieht man deutlich, wie im Augenblicke der Reizung die Farbe des tertiären Gelenkes rasch von der gelblichen in eine mehr grünliche umschlägt. Man bemerkt ein plötzlich auftretendes Dunklerwerden. Die Erscheinung ist so leicht und sicher zu beobachten, daß ich sie meinen Hörern im Gewächshause jederzeit im letzten Sommer demonstrieren konnte. Hat man sich die nötige Übung angeeignet, dann gelingt es auch, den Farbenumschlag beim Hauptgelenk zu sehen, am besten an der Stelle, wo es oberseits in den Blattstiel übergeht und wo es etwas heller gefärbt ist. Die Erscheinung ist aber beim Hauptgelenk niemals so deutlich und so leicht zu beobachten wie bei den Fiederblättchen. Dieselben Erscheinungen, wie ich sie soeben für Mimosa pudica beschrieben habe, lassen sich auch sehr schön an Mimosa Spegazzinii nachweisen.

Es kann also keinem Zweifel unterliegen, daß tatsächlich im Momente der Reizung, beziehungsweise unmittelbar darauf eine Farbenänderung in den Gelenken eintritt.

Bei dieser Gelegenheit will ich auf eine scheinbare Farbenwandlung aufmerksam machen, die ich an den gereizten Fiederblättchenspreiten von Biophytum sensitivum bemerkt habe. Wird das Endpaar eines Blattes dieser Pflanze gereizt, sei es daß es mit dem Zeigefinger und Daumen gedrückt oder mit der Schere verletzt wird, so senken sich

die Blättchenpaare in der bekannten Weise¹ eines nach dem anderen, wobei die ganze Spreite jedes sich senkenden Fiederblättchens gleichzeitig eine tiefgrüne Farbe annimmt, die von der mattgrünen des ungereizten Blattes deutlich absticht. Sobald das Blatt in die Ruhelage wieder zurückgekehrt ist, hat es auch wieder den früheren mattgrünen Farbenton ångenommen.

Als ich das erstemal diese Farbenwandlung beobachtete, war ich aufs höchste überrascht; aber eine genauere Beschäftigung mit diesem Phänomen zeigte mir klar und deutlich, daß es sich hier nur um eine scheinbare Vertiefung der Farbe handelt, die bloß durch den geänderten Lichtreflex des gesenkten Blättchens hervorgerufen wird. Man kann sich davon leicht überzeugen; denn wenn man das geneigte und gesenkte Blatt wieder in seine ursprüngliche Lage bringt, die es vor der Reizung eingenommen hatte, so kehrt der mattgrüne Farbenton wieder sofort zurück. Man kann also durch rasche, abwechselnde Neigung der Fiederblättchen aus der horizontalen in die vertikale oder schiefe Lage und umgekehrt beliebig oft die Farbenwandlung hervorrufen. Diese hat aber mit der Reizreaktion und der Reizbewegung gar nichts zu tun, sondern beruht auf einem durch die Lage des Blattes bedingten ungleichen Reflex der Lichtstrahlen.

Kehren wir nun nach dieser Einschaltung zur Mimosa zurück und fragen wir uns, worauf die beschriebene, in den Gelenken der Blätter beobachtete Farbenwandlung eigentlich beruht. Es wurde bereits früher darauf hingewiesen, daß nach den bekannten Untersuchungen von Brücke,² namentlich aber von Pfeffer,³ der Farbenumschlag auf einen Wasseraustritt aus den Parenchymzellen des Gelenkpolsters in die Interzellularen, also auf eine Injektion derselben zurückzuführen ist. Schon Pfeffer hat auch noch auf eine andere

¹ Haberlandt G., Über die Reizbewegungen und die Reizfortpflanzung bei *Biophytum sensitivum* D.C. Annales du jardin botanique de Buitenzorg. 2. Suppl., p. 33 (1898).

² Brücke E. v., Über die Bewegungen der *Mimosa pudica*. Ostwald's Klassiker d. exakten Wissenschaften, Nr. 95, p. 35.

³ Pfeffer W., Physiolog. Untersuchungen, Leipzig 1873, p. 36.

Möglichkeit, die für die Farbenwandlung verantwortlich gemacht werden kann, nämlich auf eine plötzliche Verlagerung der Chlorophyllkörner im Momente der Reizung, hingewiesen, diese Möglichkeit aber mit Recht abgelehnt.

In den Gelenken der Mimosa pudica kommen bekanntlich eigenartige, etwas stärker lichtbrechende Kugeln (Vakuolen) vor, deren Hauptinhalt aus Gerbstoff besteht. Da diese Kugeln nicht nur bei Mimosa, sondern auch bei anderen »sensitiven« Pflanzen, ja sogar solchen auftreten, die mit den Leguminosen gar nicht verwandt sind, z. B. bei Oxalideen; da diese Kugeln, wie ich beobachtet habe, an frischen Schnitten, die im Wasser liegen, ihre Form und Größe zu ändern vermögen, so war es nicht ganz ausgeschlossen, daß vielleicht diese Gerbstoffvakuolen bei der Reizreaktion oder bei dem Farbenumschlag etwas zu tun haben. Aus diesem Grunde habe ich diese Kugeln einer erneuten Untersuchung unterworfen, um über die angedeutete Eventualität ins klare zu kommen.

II. Die Gerbstoffvakuolen.

1. Mimosa pudica.

Eine der auffallendsten Erscheinungen im Gelenke der Mimosa sind die hier in Menge vorkommenden großen, farblosen Kugeln, die schon ältere Beobachter gefesselt haben, später aber, obwohl doch Mimosa Gegenstand so vieler Untersuchungen war, wenig beachtet wurden und ganz in den Hintergrund traten.

Dutrochet¹ hatte als einer der ersten ihnen Aufmerksamkeit geschenkt, ihre Natur aber vollends verkannt, denn er hielt sie für Zellen.

Meyen² beschreibt die erwähnten Kügelchen als Öltröpfchen: »In jeder Zelle ist ein einzelnes Tröpfchen zu

¹ Dutrochet H., Physiologische Untersuchungen über die Beweglichkeit der Pflanzen und der Tiere. Ostwald's Klassiker der exakten Wissenschaften, Nr. 154, p. 28.

² Meyen F. J. F., Neues System der Pflanzenphysiologie, III. Bd. (1839), p. 535.

finden, welches fast die Hälfte bis zwei Drittel der Zellenhöhe füllt und etwas gelbgrün gefärbt ist; einige Versuche schienen zu zeigen, daß diese Tröpfehen aus einem fetten Öl bestehen.«

Derselben Meinung sind auch Mohl und Millardet.

Auch Brücke kommt in seiner berühmten Arbeit ¹ »Über die Bewegungen der *Mimosa pudica* « auf die sonderbaren *Mimosa*-Kugeln zu sprechen, bildet sie ab, kritisiert Dutrochet's einschlägige Angaben, spricht sich aber über ihre chemische Natur nicht näher aus, sondern hebt nur hervor, daß sie Tropfen einer mit Wasser nicht mischbaren Flüssigkeit sind.

Nägeli und Schwendener² fanden ähnliche Gebilde in der Rinde der Eiche, Pappel, Birke und zeigten, daß sie auf Gerbstoff reagieren.

Die genauesten Daten über die Mimosa-Kugeln verdanken wir Pfeffer.³ Aus seinen Untersuchungen geht hervor, daß sie Vakuolen, also von einer Plasmahaut umgeben sind und jedenfalls eine große Menge von »Gerbsäure« enthalten.

Meine Beobachtungen bestätigen die Richtigkeit der Angaben Pfeffer's, denn es handelt sich hier tatsächlich um Gerbstoffvakuolen. Demzufolge werden sie mit Kaliumbichromat sogleich braunorange und mit Eisensulfat schwarzblau. Vor dem Zusatz des Eisensalzes pflege ich die Vakuolen zuerst mit Joddämpfen zu fixieren. Die Vakuolen bleiben dann scharf begrenzt erhalten, während sie ohne vorhergehende Fixierung unter dem Einfluß der Eisenvitriollösung zerfließen und sich im Zellinhalt verteilen.

Die Fig. 1 zeigt eine Partie des Gelenkparenchyms mit den Gerbstoffvakuolen g in natürlichem Zustande.

Die Fig. 2 zeigt drei solcher Zellen nach Fixierung mit Joddämpfen. Innerhalb der Zelle sieht man den zurückgezogenen Plasmaschlauch p mit den darin eingebetteten

¹ Brücke E. v., Pflanzenphysiologische Abhandlungen. Ostwald's Klassiker der exakten Naturwissenschaften, Nr. 95, p. 36.

² Nägeli C. und Schwendener G., Das Mikroskop etc., p. 492.

³ Pfeffer W., Physiologische Untersuchungen. Leipzig 1873, p. 12 u. f.

Chlorophyllkörnern c, dem Zellkern k und der Gerbstoffvakuole g.

Bezüglich ihres chemischen Verhaltens kann ich noch folgendes hinzufügen:

Der Vakuoleninhalt hat ein ungemein stark reduzierendes Vermögen. Läßt man Millon's Reagens auf die Vakuolen einwirken, so färben sie sich nach wenigen Augenblicken zunächst ziegelrot und gleich darauf fast schwarz. Mit einprozentiger Goldchloridlösung werden sie nach kurzer Zeit (wenigen Minuten) prachtvoll violett; man glaubt Anthokyanvakuolen zu sehen. Offenbar wird das Goldsalz zu kolloidalem, rot erscheinendem Gold reduziert. Nach einiger Zeit geht die rotviolette Farbe in eine beinahe schwarzviolette über.

In Schiff's Reagens färben sich die Gerbstoffvakuolen nach längerer Zeit schwach rot.

Einprozentige Coffein- oder Antipyrinlösung erzeugt in ihnen einen feinkörnigen Niederschlag, wie das bei Gerbstoffbehältern von vornherein zu erwarten war.

Interessant ist auch das Verhalten gegenüber den üblichen Eiweißreagenzien.

Zucker und Schwefelsäure färbt sie nach einiger Zeit rotbraun.

Salpetersäure (1 Vol. käuflicher Salpetersäure + 2 Vol. H₂O) ruft zunächst eine rötlichgelbbraune Farbe hervor, die aber nach einiger Zeit in eine gelborange Farbe übergeht, welche der Xanthoproteinreaktion eigentümlich ist.

Wie sich die Kugeln zu Millon's Reagens verhalten, wurde bereits vorhin bemerkt.

Bei Anwendung der Biuretreaktion werden sie schmutzigbraun.

Nach diesen Beobachtungen wäre es nicht unmöglich, daß die Gerbstoffvakuolen von Mimosa neben dem zweifellos reichlich vorhandenen Gerbstoff vielleicht auch etwas Eiweißenthalten; doch wage ich dies, da die genannten Eiweißreaktionen nicht immer in dem spezifischen Farbenton erscheinen, nicht bestimmt auszusprechen.

Bei längerer Beschäftigung mit den Gerbstoffvakuolen, namentlich aber, als ich die von Leucaena, Acacia lophantha

und anderen Leguminosen sah, kam ich auf den Gedanken, daß die Gerbstoffvakuolen mit den sogenannten Inklusen ¹ anderer Pflanzen verwandt oder sogar identisch sein dürften.

Am längsten bekannt sind die Inklusen von Ceratonia Siliqua, wo sie große, rötlichbraune, eigentümlich gerunzelte Klumpen in vielen Zellen des Fruchtfleisches bilden. Diese sonderbaren Einschlüsse, die Tichomirow Inklusen genannt hat und die sich bei sehr verschiedenen Pflanzenfamilien, z. B. auch in den Früchten von Rhamnus cathartica, Phoenix dactylifera, Sorbus-Arten, Mespilus germanica, Diospyros-, Annona-, Glycyrrhiza- und Tamarindus-Arten und anderen, finden, sind als Phloroglykotannoide aufgefaßt worden.

Ihre Reaktionen stimmen zwar nicht in allem überein, denn schon je nach dem Alter oder nach den Beimengungen kann die Reaktion bereits verändert werden; doch ist für alle das Verhalten zu Kalilauge und zu Vanillinsalzsäure charakteristisch. Sie färben sich mit Kalilauge grünblau bis violett und mit dem Lindt'schen Reagens (Vanillinsalzsäure) rot.

Es ist nun sehr bemerkenswert, daß die Gerbstoffvakuolen der *Mimosa pudica* sich mit Kalilauge rotviolett und mit Vanillinsalzsäure prachtvoll rot färben. Analog verhalten sich die Gerbstoffvakuolen der anderen von mir untersuchten Leguminosen.

Das Eintreten der Rotfärbung mit dem Lindt'schen Reagens spricht dafür, daß die Gerbstoffvakuolen auch Phlorogluzin oder ein Phlorogluzinderivat enthalten, mit anderen Worten, daß sie nach all dem Gesagten in die Kategorie jener Inhaltskörper gehören, die die Pharmakognosten und Mikrochemiker als Inklusen bezeichnen und die ihrer Zusammensetzung nach als Phloroglykotannoide anzusprechen sind. Die Gerbstoffvakuolen sind daher nicht etwa ein auf Mimosa pudica und einige wenige Leguminosen beschränktes Vorkommen, sondern, wie die Aufdeckung ihres Zusammenhanges mit den recht verbreiteten Inklusen

¹ Molisch H., Mikrochemie der Pflanze. Jena 1913. p. 135; Tunmann O., Pflanzenmikrochemie, Berlin 1913, p. 381.

anderer Pflanzen und die folgenden Untersuchungen über Biophytum, Oxalis und andere zeigen, ein ziemlich häufiges.

Mimosa pudica bildet, wenn sie im Freien im intensiven direkten Sonnenlicht kultiviert wird, in der Epidermis der Gelenke reichlich Anthokyan. Bei Exemplaren mit stark geröteten Gelenken wurden die der Oberhaut zunächst liegenden Gerbstoffvakuolen durch Anthokyan gleichfalls schwach rot und dasselbe habe ich, jedoch in viel höherem Grade, bei Cercis siliquastrum bemerkt. Bei den nahen Beziehungen, die in letzter Zeit zwischen Gerbstoffen und Anthokyan aufgedeckt worden sind,¹ erscheint dieser Befund gar nicht überraschend.

Eine auffallende physiologische Eigentümlichkeit der Gerbstoffvakuolen besteht darin, daß sie ihre Form innerhalb relativ kurzer Zeit (1/4 bis 1 Stunde) ändern können; sie erinnern in diesem Punkte an die gleichen Eigenschaften mancher Kerne.

Die beste Methode, die Gerbstoffvakuolen recht deutlich zu machen, ohne sie zu töten, besteht darin, sie vital zu färben. Ausgezeichnet gelingt dies mit Neutralrot. Legt man frische Gelenkschnitte in eine sehr verdünnte Lösung des genannten Stoffes in Leitungswasser, so färben sich die Gerbstoffvakuolen ziemlich rasch wunderschön rot, so daß sie wie Anthokyankugeln aussehen. Die Rotfärbung ist gleichzeitig ein Beweis, daß sie sauer reagieren.

Ihrem Vakuolencharakter entsprechend, schrumpfen sie in plasmolytisch wirkenden Medien (Glyzerin-, Zucker- oder Kalisalpeterlösung) infolge von Wasserentzug zu kleineren Kugeln oder unregelmäßigen Formen zusammen, lassen sich also plasmolysieren. Nach neuerlicher Wasserzufuhr nehmen sie ihre ursprüngliche Kugelform wieder an. Nachher platzen sie häufig und ergießen ihren Inhalt in die Zelle.

¹ Czapek F., Biochemie der Pflanzen. II. Aufl. Jena 1913, p. 587 u. f.; Grafe V., Einführung in die Biochemie. (1913), p. 286; Peche K., Über eine neue Gerbstoffreaktion etc. Ber. der Deutschen bot. Ges. (1913), p. 462.

Die Gerbstoffvakuolen dieser Art sind hier geradezu prachtvoll ausgebildet. Sie werden noch bedeutend größer als die der Mimosa pudica. Ihr Durchmesser erreicht 60 µ und darüber. Wenn man sie in einem Querschnitt des Hauptgelenkes vital färbt, so kann man sie schon mit freiem Auge oder mit der Lupe als Pünktchen sehen. Sie finden sich nicht bloß in dem Parenchym rings um das Gefäßbündel des Gelenkes, sondern auch in der Epidermis. Die subepidermale Zone enthält nur wenige. Die sekundären und tertiären Gelenke führen sie gleichfalls.

4. Acacia lophantha.

Auch diese Pflanze ist durch Stoß schwach reizbar. Gerbstoffvakuolen finden sich in allen drei Gelenkarten des Blattes. Die Gerbstoffvakuolen werden hier größer als bei *Mimosa pudica* und noch größer als bei *Leucaena glauca*. Bei vielen betrug der Durchmesser 80 µ und manchmal auch darüber.

5. Robinia pseudacacia.

Gerbstoffvakuolen kommen in den Gelenken reichlich vor. Bemerkenswert ist, daß sie in ein bis zwei Zellagen knapp unter der Epidermis auftreten, in mehreren darauffolgenden gewöhnlich fehlen und dann in den noch tiefer liegenden wieder reichlich vorkommen.

Um nicht weitläufig zu werden, will ich nur kurz anführen, bei welchen Leguminosen ich sonst die Gerbstoffvakuolen in den Gelenken gefunden und wo ich sie vermißt habe.

Gerbstoffvakuolen

vorhanden

Ceratonia siliqua Erythrina crista galli Glycyrrhiza lepidota Desmodium gyrans fehlen

Sophora japonica Phascolus multiflorus Amicia zygomeris Caragana arborescens

Gerbstoffyakuolen

vorhanden

fehlen

Desmodium oxyphyllum Cercis siliquastrum Amorpha fruticosa Gleditschia japonica Gymnocladus canadensis Colutea arborescens
Cytisus laburnum
Astragalus chartaccus
Cassia sp.
Baptisia australis
Trifolium repens

Aus den vorhergehenden Untersuchungen geht hervor, daß die Gerbstoffvakuolen viel verbreiteter im Bereich der Leguminosen sind, als man bisher wußte, und daß sie sowohl bei seismonastisch reizbaren als auch seismonastisch nicht reizbaren Pflanzen vorkommen. Immerhin erscheint es doch auffallend, daß sie auch bei anderen mit Leguminosen gar nicht verwandten Pflanzen, die auch gegen Stöße und Erschütterungen reizbar sind, auftreten, und zwar in den Gelenken. Da diese Erscheinung bisher nicht genauer untersucht wurde, will ich im folgenden auch darüber einiges mitteilen.

6. Biophytum sensitivum.

Das Hauptgelenk des gefiederten Blattes besteht aus der Epidermis, dem zentral gelegenen Gefäßbündel und zwischen diesen beiden aus einem saftreichen Parenchym, das Gerbstoffvakuolen von demselben Aussehen und derselben Art wie Mimosa pudica führt. Sie kommen auch in der Oberhaut vor. Wie bereits bemerkt, stimmen die Gerbstoffvakuolen mit denen der Mimosa überein; sie zeigen auch die Reaktionen der Phloroglykotannoide, unterscheiden sich aber insofern, als ihr Inhalt nach Behandlung mit verdünnter Salpetersäure nicht als eine homogene, sondern als eine körnige Masse, die von der deutlich hervortretenden Vakuolenhaut umschlossen wird, gefällt wird. Auch Vanillinsalzsäure fällt den Inhalt als eine rote, körnige oder blasige Masse.

Das sekundäre Gelenk enthält die Gerbstoffvakuolen gleichfalls, anstatt einer finden sich oft zahlreiche kleine.

Nach Pfeffer finden sich die Gerbstoffvakuolen in eben reizbar gewordenen Gelenken nicht.¹ Dazu muß ich jedoch bemerken, daß ich in Blättern, die samt dem Blattstiel etwa 4¹/₂ cm lang und schwach reizbar waren, die Gerbstoffvakuolen deutlich sah. In Blättern, deren Länge einschließlich des Blattstieles erst eine Länge von 2 cm betrug, sah man keine Kugeln, aber man kann sich, wenn man die Schnitte zunächst mit Jodjodkalium fixiert und dann mit Eisenvitriol behandelt, überzeugen, daß der Stoff, der später die scharf begrenzten Kugeln erfüllt, in Form einer blauschwarzen, körnigen Masse, die den größten Teil der Zelle ausfüllt, schon vorhanden ist. Die Gerbstoffvakuolen kommen nach Pfeffer nicht bloß in dem Bewegungspolstern der Blattstiele und Blättchen, sondern auch in vereinzelten, parenchymatischen Zellen der Zweige und Blattstiele vor.

Die Keimpflanze hat man meines Wissens darauf noch nicht untersucht. Ich habe mich davon überzeugt, daß sie in den Gelenken der Kotyledonen, die bekanntlich schwache Reizbarkeit gegen Stoßreize bekunden, sich nicht finden. Hingegen treten sie in der Wurzel auf. In der Keimlingswurzel findet man sie am leichtesten in der wachsenden Region oder nahe daran, wo sie aber nur eine geringe Größe erreichen. Im Wurzelparenchym der erwachsenen Pflanze haben sie ähnliche Dimensionen wie in den Gelenken.

Die Verteilung der Gerbstoffvakuolen in den Gelenken.

Ein Querschnitt durch das Hauptgelenk des Blattstieles zeigt, daß die Kugeln im ganzen Rindenparenchym verteilt sind. Jede Zelle enthält meist eine, nicht selten aber auch zwei oder mehrere kleinere Kugeln.

Manchmal hatte ich den Eindruck, als ob die Gerbstoffvakuolen in der unteren, reizbaren Hälfte des Gelenkes größer und etwas stärker lichtbrechend wären. Eine teilweise Verschiedenheit der Kugeln ober- und unterseits gab sich häufig zu erkennen, wenn man frische Querschnitte durch das

¹ Pfeffer W., 1. c., p. 13.

Hauptgelenk eine halbe bis eine Stunde in verdünnter Salpetersäure (1 Vol. käufliche Salpetersäure und 2 Vol. Wasser) beläßt. Man sieht dann nicht selten schon mit freiem Auge oder mit der Lupe an überall gleich dicken Schnitten die untere Hälfte dunkler gefärbt als die obere. Unterm Mikroskop erscheint der Unterschied noch auffallender; die Kugeln der unteren Gelenkhälfte sind zuerst braunorange, dann nach 24 Stunden gelborange und ziemlich homogen, die der oberen Gelenkhälfte mehr schmutzigbraun und körnig trüb. Die erwähnten Unterschiede treten manchmal ziemlich scharf, manchmal wenig, zuweilen gar nicht hervor. Vielleicht sind hier äußere Umstände maßgebend; ich habe aber diesbezüglich keine Untersuchungen angestellt.

Das Gelenk der Fiederblättchen enthält, wie aus dem Querschnitt zu entnehmen ist, die Gerbstoffvakuolen auch, sowohl ober- als auch unterseits, aber sie treten gewöhnlich nicht so deutlich hervor wie im Hauptgelenk. Mit verdünnter Salpetersäure oder Kaliumbichromat, besonders aber durch Vitalfärbung mit Neutralrot, werden sie viel deutlicher. Die Gerbstoffmassen erscheinen nicht nur in Kugel- und Halbkugelform, sondern oft in unregelmäßiger Gestalt; man wird dabei an Bilder erinnert, wie sie bei der Aggregation der Anthokyanvakuolen von *Drosera* entstehen.

2. Mimosa Spegazzinii.

Diese Mimose, die sich bekanntlich auch durch große Reizbarkeit, wenn auch nicht in so hohem Maße, auszeichnet wie die vorhergehende Art, verhält sich bezüglich der Gerbstoffvakuolen in den Gelenken wesentlich so wie Mimosa pudica.

3. Leucaena glauca.

Arten dieser Gattung zeigen eine schwache, aber doch ziemlich deutliche Reizbarkeit gegen Stoßreize. Sie ähneln auch insofern der *Mimosa pudica*, als beim Durchschneiden nicht zu alter Gelenke ein Flüssigkeitstropfen hervorkommt. Die mir zur Verfügung stehenden Exemplare waren fast gar nicht empfindlich.

7. Averrhoa carambola.

Die Blätter dieses tropischen Baumes sind einfach gefiedert und gegen Stöße sehr deutlich reizbar.1 Das Hauptgelenk zeigt im Parenchym zwischen der Epidermis und dem Gefäßbündel reichlich Gerbstoffvakuolen. Sie sind hier mehr inselartig verteilt und bilden besonders an der Peripherie Gruppen oder schmale, zentral vorspringende Züge, welch letztere beiläufig radiär stehen. Die Gerbstoffvakuolen nehmen einen großen, oft den größten Teil der Zelle ein. Die gegen die Oberfläche des Gelenkes gelegenen sind von Anthokyan deutlich rot gefärbt; offenbar hängt die Rotfärbung hier mit der stärkeren Belichtung zusammen. Auch im Gelenk der Fiederblättchen finden sich dieselben Kugeln; doch zeigt sich bezüglich ihrer Anordnung insofern etwas sehr Auffallendes, als sie in der oberen Gelenkhälfte fast jede Zelle erfüllen, während sie in der unteren Hälfte ganz oder fast ganz fehlen (Fig. 3). Durch diese Lokalisierung des Gerbstoffes kommt auch ein Farbenunterschied zustande; die untere Hälfte des Querschnittes ist grün, die obere hingegen nur wenig grün oder, wenn die Gerbstoffvakuolen von Anthokyan gerötet erscheinen, rot.

Ebenso wie bei *Mimosa pudica* sind auch hier die Wände der Parenchymzellen der oberen Gelenkhälfte dicker als die der unteren Hälfte.

8. Oxalis hedysaroides.

Die dreizähligen Blätter dieser tropischen Pflanze sind gegen Stoßreize deutlich reizbar und zeigen überdies eine auffallend rasche, spontane Bewegung.²

Das Hauptgelenk des Blattes zeigt im Querschnitt im Parenchym anscheinend keine Gerbstoffvakuolen, obwohl sie in großer Zahl vorhanden sind. Sie differenzieren sich aber optisch so wenig von dem angrenzenden Plasma und Zellsaft,

¹ Lynch, R. J., Note on the Blimbing (Averrhoa Bilimbi Linn.). The Journ. of the Linnean Society. Botany. Vol. XVI. London 1878.

² Molisch H., Über eine auffallend rasche, autonome Blattbewegung bei Oxalis hedysaroides H. B. K. Ber. der Deutschen bot. Ges. (1904), p. 372.

daß sie nicht in Erscheinung treten. Behandelt man aber mit verdünnter Salpetersäure, mit Lindt'schem Reagens oder mit Neutralrot, so treten sie scharf hervor. Der die Vakuolen erfüllende Körper findet sich anscheinend auch im Inhalt zahlreicher Kollenchymzellen, die das Gefäßbündel umgeben.

9. Oxalis stricta.

Das Gelenk der Fiederblättchen läßt die Gerbstoffvakuolen nicht deutlich erkennen, wohl aber nach der oben erwähnten Behandlung, wie sie bei der vorhergehenden Art in Anwendung gekommen ist.

10. Oxalis acetosella.

Gerbstoffvakuolen konnte ich hier nicht auffinden. Auch Pfeffer¹ gibt richtig an, daß sie dieser Pflanze fehlen.

Wie sich aus den mitgeteilten Tatsachen ergibt, ist das Vorkommen der Gerbstoffvakuolen nicht eine regelmäßige Begleiterscheinung der Reizbarkeit gegen Stöße. So zeigt bekanntlich Oxalis acetosella eine solche Reizbarkeit, besitzt aber die Gerbstoffvakuolen nicht. Zudem gibt es viele Leguminosen, die sie in den Gelenken haben und doch keine seismonastische Reaktion erkennen lassen. Außerdem kommen die genannten Vakuolen nicht bloß in den reizbaren Gelenken, sondern in gegen Stöße indifferenten Organen vor, in Wurzeln, Stengeln, ja sogar in Früchten.

All das spricht gegen die Ansicht, daß die Gerbstoffvakuolen in einem direkten Zusammenhang mit der Reizreaktion stehen. Damit soll aber die Möglichkeit nicht geleugnet werden, daß die Gerbstoffvakuolen speziell in den Gelenken vielleicht eine wichtige Funktion haben, etwa in dem Sinne, daß sie beim Zustandekommen des hohen Turgordruckes und seinen namentlich durch Lichtintensitätsschwan-

¹ Pfeffer W., Physiolog. Untersuchungen. Leipzig 1873, p. 70.

² Dasselbe gilt von Amicia zygomeris, bei der ich eine schwache seismonastische Reizbarkeit der Blätter beobachtet habe.

kungen in den Gelenken hervorgerufenen Änderungen eine Rolle spielen. Ferner wurde mir bei meinen Untersuchungen klar, daß die erwähnte Fähigkeit der Gerbstoffvakuolen, Form und Größe zu ändern, viel zu langsam vor sich geht, als daß sich daraus die plötzlich eintretende Farbenänderung in den Gelenken der *Mimosa-*Blätter erklären ließe. An ausgeruhten Schnitten konnte ich erst nach 15 bis 30 Minuten Größen- und Formänderungen wahrnehmen.

Auch für die Vermutung, daß vielleicht die Farbenwandlung in den Gelenken von Hellgrün in Dunkelgrün auf einer Fällung eines Kolloids oder einer anderen Substanz beruhe, konnte ich bei mikroskopischer Beobachtung keine tatsächliche Grundlage finden.

Es scheint mir daher nach all dem die Erklärung der Farbenwandlung im Gelenk durch Injektion mit aus den Zellen plötzlich austretendem Wasser, wie sie Pfeffer gibt, doch die plausibelste, was hier ausdrücklich hervorgehoben werden soll, weil Schwendener¹ eine Injektion der größeren in der Umgebung des Kollenchymringes von im Gelenke der Mimosa vorkommenden Interzellularen zwar für möglich, aber für unbewiesen hält und die der kleineren, im peripherischen Schwellparenchym liegenden Interzellularen überhaupt in Abrede stellt.

III. Zur Chemie des beim Anschneiden der Mimosa und Leucaena hervortretenden Flüssigkeitstropfens.

1. Mimosa pudica.

Wird der Stengel, ein Blütensproß oder das Gelenk des Blattes der Mimosa pudica durchschnitten, so tritt bekanntlich sofort ein klar erscheinender Tropfen heraus, der bei den physiologischen Untersuchungen über die Reizbewegungen der Mimosa-Blätter eine wichtige, vielleicht allzu wichtige Rolle gespielt hat.

Ursprünglich war man der irrigen Ansicht, daß dieser Tropfen aus dem Holzkörper stammt, aber Haberlandt hat

¹ Schwendener G., 1. c., p. 3.

richtig erkannt, daß der erwähnte Tropfen aus dem Leptom, und zwar aus den sogenannten »Schlauchzellen« hervorkommt, die von demselben Autor als reizleitendes Gewebe angesprochen werden. Ob diese Schlauchzellen wirklich die Reizleitung besorgen, soll hier nicht näher erörtert werden: es sei diesbezüglich auf die Darstellung bei Jost,2 auf die einschlägigen Untersuchungen von Fitting³ und Linsbauer⁴ hingewiesen. Ich selbst möchte nur einige Bemerkungen machen, die sich auf die Chemie des erwähnten Tropfens beziehen. Dieser Tropfen stellt, wie Haberlandt angibt, neben einer schleimigen Substanz »eine stark konzentrierte Lösung einer krystallisierbaren, organischen Substanz vor, welche mit Eisenchlorid eine intensiv rotviolette Farbenreaktion zeigt und ihren anderen gleich zu beschreibenden Reaktionen zufolge als ein Glykosid oder ein glykosidartiger Körper anzusprechen ist«.5

Beim Eintrocknen des Tropfens bleibt neben dem Schleim eine weiße Kruste übrig, bestehend aus zahlreichen prismatischen Krystallen, Sphärokrystallen, Dendriten und Büscheln. Die Krystallgestalt ist tatsächlich sehr mannigfaltig. Zuweilen erhält man nur außerordentlich fein verzweigte Dendriten. Aus größeren Tropfen entsteht gewöhnlich ein Brei von mehr oder minder wohlausgebildeten Prismen, Täfelchen, Sphäriten und Warzen. Aus jungen Sprossen erwachsener Pflanzen erhielt ich oft schöne Prismen und sechseckige Täfelchen.

Vorzüglich ausgebildete Sphärite und Prismen erscheinen auch, wenn man den frischen Tropfen unterm Deckglas mit Alkohol oder Aceton behandelt.

Nach Haberlandt geben alle beim Eintrocknen des Tropfens entstehenden Krystalle die Violettfärbung mit Eisen-

¹ Haberlandt G., Das reizleitende Gewebesystem der Sinnpflanze. Leipzig 1890.

² Jost L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1913, p. 689.

³ Fitting H., Weitere Untersuchungen zur Physiologie der Ranken etc. Pringsheim's Jahrb. für wiss. Bot., Bd. 39 (1904), p. 501.

⁴ Linsbauer K., Zur Kenntnis der Reizleitungsbahnen bei Mimosa pudica. Ber. der Deutschen bot. Ges. (1914), Bd. 32, p. 609.

⁵ Haberlandt G., l. c., p. 16.

chlorid. Für die Hauptmasse der Krystalle ist dies zweifellos richtig. Da aber der Tropfen oder sein Rückstand auch mit Diphenylamin auf Nitrate reagiert, so könnten einzelne Krystalle auch salpetersauren Salzen angehören.

Von Interesse ist, daß der Körper, der die rotviolette Färbung mit Eisenchlorid und, wie ich hinzufügen kann, mit Eisenvitriol eine rostrote oder rostrotviolette hervorruft, nach meinen Beobachtungen bei höherer Temperatur flüchtig ist. Setzt man die Rückstände des Mimosa-Tropfens bei nicht zu hoher Temperatur einem Sublimationsversuch aus, so erhält man, falls man das Sublimat sich knapp über dem erwärmten Krystallbrei bilden läßt, Tröpfchen, die mit Eisenchlorid dieselbe rotviolette Färbung wie die Krystalle des Mimosa-Tropfens geben. Innerhalb dieser sublimierten Tröpfchen entstehen nach längerer Zeit grobe Dendrite. Bei Sublimierung größerer Mengen sah ich auch mitunter sofort prismatische Krystalle mit gebogenen Enden im Sublimationsfeld auftreten, die gleichfalls mit Eisenchlorid eine violette Lösung gaben.

Was ist das nun für ein Körper, der mit Eisenchlorid die erwähnte auffallende Reaktion gibt?

Haberlandt hat die Substanz bestimmt als »ein Glykosid oder einen glykosidartigen Körper« angesprochen und stützt sich dabei insbesondere darauf, daß eine alkalische Kupferlösung durch den Mimosa-Tropfen nicht reduziert wird, wohl aber nach Erhitzen mit verdünnter Schwefelsäure. Obwohl die Möglichkeit, daß hier ein Glykosid vorliegt, nicht bestritten werden soll, so folgt dies doch keineswegs zwingend aus Haberlandt's Angaben, da, abgesehen von dem vorhandenen Schleim, noch andere Kohlehydrate, z. B. Dextrin oder Rohrzucker, nach der Behandlung mit verdünnter Schwefelsäure die Reduktion der Kupferlösung verursachen könnten.

Haberlandt gibt ferner an, daß der Flüssigkeitstropfen mit Millon's Reagens bloß eine gelbbräunliche Färbung annimmt. Dies muß wohl auf einem Versehen beruhen, denn

¹ Molisch H., Mikrochemie der Pflanze, Jena 1913, p. 26.

ich erhielt mit diesem Reagens stets eine ziemlich intensiv rotviolette Färbung.

Nach dem Gesagten haben wir es in dem Mimosa-Tropfen höchstwahrscheinlich mit einem Körper der aromatischen Reihe, vielleicht mit einem Phenol zu tun. Hiefür sprechen die auffallende Violettfärbung mit Eisenchlorid, das Eintreten der Millon'schen Reaktion, die leichte Löslichkeit in Laugen und die Flüchtigkeit bei höherer Temperatur.

2. Mimosa Spegazzinii.

Auch diese Art gibt sofort beim Anschneiden des Sprosses oder Gelenkes einen Tropfen; dieser ist aber nicht wie bei Mimosa pudica klar, sondern schon unmittelbar nach dem Austritt trüb, ja geradezu milchig.

Mrazek hat sich auf meine Anregung seinerzeit genauer mit diesem Milchsaft beschäftigt und gezeigt, daß er der Hauptmasse nach auch aus den Schlauchzellen des Leptoms stammt und zahlreiche eiweißartige Inhaltskörper enthält.

Die Tatsache, daß mehrere *Mimosa*-Arten einen Milchsafttropfen nach Verwundung erscheinen lassen, ist bereits länger bekannt; schon Trecul hat bei *Mimosa sensitiva*, *Mimosa prostrata* und *Mimosa floribunda* Milchsaft beobachtet.

Interessant ist nun, daß beim Eintrocknen des Milchsaftes von Mimosa Spegazzinii die für Mimosa pudica charakteristischen Krystalle nicht auftreten und daß der Tropfenrückstand die auffallende Violettfärbung mit Eisenchlorid nicht gibt. Der aromatische Körper fehlt also hier.

3. Leucaena glauca.

Der nach Verwundung, namentlich bei jüngeren Sprossen ausfließende Tropfen ist wie bei *Mimosa pudica* klar und erstarrt gleichfalls alsbald zu einem Krystallbrei. Ähnlich wie

¹ Mrazek A., Über geformte eiweißartige Inhaltskörper bei den Leguminosen. Österr. bot. Zeitschr., Jahrg. 1910, Nr. 5 bis 7.

bei Mimosa pudica treten schwach bräunliche Sphärite und Warzen und Hunderte von farblosen, anscheinend rhomboedrischen Rauten auf. Sie zeigen genau wie bei Mimosa pudica die charakteristische Reaktion mit Eisenchlorid und Eisenvitriol. Der aromatische Körper ist demnach in sehr großer Menge, d. h. in den Schlauchzellen in sehr konzentrierter Form, vorhanden.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich daran erinnern, daß auch in den Milchsäften verschiedener Pflanzen oft außerordentlich konzentrierte Lösungen gewisser Substanzen enthalten sind und daß damit ihr hoher Turgordruck im Zusammenhang steht, der das rasche Austreten des Milchsafttropfens aus den Milchröhren verursacht.¹ Dasselbe gilt wohl auch für die Schlauchzellen von Mimosa- und Leucaena-Arten und wir werden wohl kaum mit der Annahme fehlgehen, daß die überaus konzentrierte Lösung des aromatischen Körpers einen hohen Turgordruck bedingt, der das rasche Ausfließen des Flüssigkeitstropfens aus Wunden zur Folge hat.

IV. Zusammenfassung.

1. Es ist seit langem bekannt, daß das Hauptgelenk des Blattstieles von *Mimosa pudica* bei der Reizung einen Farbenumschlag erfährt; das Gelenk wird unterseits dunkler grün. Diese Farbenänderung ist aber nicht besonders deutlich, ja Schwendener sagt ausdrücklich, es sei ihm nie geglückt, den erwähnten Farbenwechsel bei der Senkung des Blattstieles zu beobachten.

Der Verfasser hat nun gefunden, daß dieser Farbenumschlag in sehr deutlicher Weise an den kleinen Gelenken der Fiederblättchen von Mimosa pudica und Mimosa Speggazzinii zu beobachten ist und daß der Farbenwechsel leicht und sicher an gesunden Pflanzen folgendermaßen demonstriert

¹ Molisch H., Studien über den Milchsaft und Schleimsaft der Pflanzen. Jena 1901, p. 77 bis 79.

werden kann: Man faßt mit dem Zeigefinger und Daumen jeder Hand je zwei bis vier horizontal ausgebreitete Fiederblättchen und hält sie in dieser Stellung fest. Bei dieser Reizung sieht man deutlich, wie die gelblichgrüne Farbe des Gelenkes plötzlich in eine mehr grüne umschlägt. Das Gelenk wird plötzlich dunkler. Die Beobachtung wird hier wesentlich erleichtert, weil ein Vergleich der gereizten und der unmittelbar benachbarten ungereizten Gelenke möglich ist und dieser den Farbenunterschied nur noch deutlicher macht.

Wenn die Fiederblättchen von Biophytum seusitivum sich nach der Reizung senken, so erscheinen die gesenkten Blättchenspreiten auch dunkler grün, allein während der Farbenumschlag bei Mimosa ein höchstwahrscheinlich durch die Injektion der Interzellularen mit Wasser bedingter ist, beruht der der Biophytum-Blättchen auf einem durch die Lageänderung des Blättchens verursachten ungleichen Reflex der Lichtstrahlen auf der Epidermis. Mit anderen Worten: Der Farbenumschlag bei Mimosa ist eine physiologische und der bei Biophytum eine rein physikalische, d. h. optische Erscheinung.

2. Die Gelenke der Mimosa pudica und anderer Mimosa-Arten zeichnen sich bekanntlich durch das Vorkommen zahlreicher großer Gerbstoffvakuolen aus. Der Verfasser untersuchte ihre Verbreitung und ihre Eigenschaften bei den Leguminosen und Oxalideen und konnte zeigen, daß die Gerbstoffvakuolen mit den sogenannten Inklusen anderer Pflanzen nahe verwandt oder sogar identisch sind. Gleich den Inklusen sind ihre Inhaltstoffe nach ihrer Zusammensetzung als Phloroglykotannoide anzusprechen.

In einem direkten Zusammenhange mit der Reizreaktion stehen die Gerbstoffvakuolen der Mimosa pudica und anderer »Sensitiven« nicht, doch kommt ihnen vielleicht eine Bedeutung bei der Regulierung der Turgordrucke innerhalb der Gelenke zu.

3. Der Flüssigkeitstropfen, welcher beim Anschneiden der Mimosa pudica aussließt und der nach Haberlandt sicher aus den Schlauchzellen des Leptoms stammt, stellt unter

anderem eine überaus konzentrierte Lösung eines leicht krystallisierenden Körpers der aromatischen Reihe, vielleicht einer phenolartigen Substanz dar. Er findet sich auffallenderweise nicht in dem Tropfen von Mimosa Spegazzinii, wohl aber in dem von Leucaena glauca.

Erklärung der Tafel.

- Fig. 1. Mimosa pudica. Stück des Hauptgelenkparenchyms mit den Gerbstoffvakuolen g, in natürlichem Zustande. Vergr. 180.
- Fig. 2. Drei solcher Zellen, stärker vergrößert, nach Fixierung mit Joddämpfen. Innerhalb der Zelle sieht man den zurückgezogenen Plasmaschlauch p mit den darin eingebetteten Chlorophyllkörnern c, dem Zellkern k und der Gerbstoffvakuole g. Vergr. 550.
- Fig. 3. Averrhoa carambola. Querschnitt eines Fiederblättchengelenkes. In der oberen Hälfte des Gelenkes fast in jeder Zelle eine große Gerbstoffvakuole g, in der unteren Hälfte keine Gerbstoffvakuolen. In der Mitte des Querschnittes das Gefäßbündel b, umgeben von einer dünnen Lage Kollenchym. Dieses umsäumt von einer schmalen Stärkescheide. Vergr. 30. Schematisch.